地形对温带密林下灌草层地上生物量分异的影响——以东北虎豹国家公园为例

王乐[1,2]，牟溥[2,3]，王天明[2,3]

（1. 中国林业科学研究院生态保护与修复研究所，北京 100091；2. 东北虎豹国家公园保护生态学国家林草局重点实验室，北京 100875；3. 北京师范大学 生命科学学院，北京 100875）

摘 要：为探讨地形对灌草层生物量的影响，该文采用嵌套设计在东北虎豹国家公园调查了138 个密林下样地共 1 685 个植物样方，通过嵌套方差分析与有序逻辑斯蒂回归模型对林下灌草层植物生物量受地形的影响进行了分析。结果表明：（1）不同坡位之间，沟谷的灌草生物量大于坡上，坡上大于坡下（P <0.01）；不同坡向之间，阴坡灌草层生物量低于阳坡及平地（P <0.01），后二者间无显著差异；不同坡度之间，陡坡灌草层生物量高于平坡，平坡高于缓坡（P <0.01）。（2）坡位与坡向的交互作用显著，坡下平地、坡上平地、坡上阳坡与沟谷的所有坡位灌草生物量最高，坡下阴坡、坡下阳坡及坡上阴坡之间无显著差异。（3）研究区现行状态下，逻辑斯蒂回归结果显示灌草生物量在不同海拔、坡位及坡向坡度组合下不同。坡位、坡向及坡度对林下灌草生物量有显著影响，三个坡位等级间谷底最高而坡下最低，三个坡度等级间陡坡最高而缓坡最低，不同坡向比较阴坡最低。（4）在不排除人为干扰、森林放牧的现实情况下，沟谷、陡坡地带灌草生物量高产概率最高。本研究可为准确估计东北虎豹国家公园林下灌草层植物对虎豹猎物种群的承载力提供重要参考，从而为濒危虎豹的保护和管理提供科学依据。

关键词：地形，林下植物，食物资源，生物量，逻辑斯蒂回归

中图分类号：S718.5 **文献标识码：A** 文章编号：

Impacts of topographic factors on spatial variability of temperate closed forest understory biomass in Northeast China Tiger and Leopard National Park

WANG Le[1,2], MOU Pu[2,3], WANG Tianming[2,3]

(1. *Institute of Ecological Protection and Restoration* , *Chinese Academy of Forestry*, Beijing 100091, China; 2. *State Forestry and Grassland Administration Key Laboratory for Conservation Ecology of Northeast Tiger and Leopard National Park*, Beijing 100875, China; 3. *College of Life Sciences*, *Beijing Normal University*, Beijing 100875, China)

Abstract: To investigate the impact of topography on the understory biomass, this study employed a nested design and conducted surveys in the Northeast Tiger and Leopard National

基金项目：国家自然科学基金（31971539）；科技部国家重点研发计划（2019FY101702）；中国林业科学研究院生态保护与修复研究所横向项目（202204021-4102）。

作者简介：王乐（1989-），博士，助理研究员，主要从事植被生态学与生态系统生态学研究，（E-mail）wangle@caf.ac.cn。

***通信作者：**牟溥，博士，教授，主要从事陆地生态学与景观生态学研究，（E-mail）ppmou@bnu.edu.cn。

Park, involving a total of 138 plots within closed forests, comprising 1 685 plant quadrats. The analysis of the effect of topography on understory biomass was carried out using nested analysis of variance and an ordinal logistic regression model. The results showed: (1) Among different slope positions, the biomass of understory in valleys was higher than on upper slopes, and the footslopes where the understory biomass was the lowest ($P < 0.01$). The biomass of understory on shaded slopes was lower than on sunny slopes and flat terrain ($P < 0.01$), with no significant difference between the latter two. In terms of different slope gradients, the biomass of understory on steep slopes was higher than on moderate slopes, and moderate slopes had higher biomass than gentle slopes ($P < 0.01$). (2) There was a significant interaction between slope position and aspect. The biomass of understory was highest on flat terrain at the foot slope, flat terrain on upper slopes, sunny slopes, and in valleys among all slope positions. There was no significant difference in biomass among shaded slopes, sunny slopes, and shaded slopes on upper slopes. (3) Logistic regression analysis of the current state of the study area showed that the probability of high or low understory biomass varied across different combinations of elevation, slope position, and slope aspect. Slope position, aspect, and gradient had significant effects on the biomass of understory. Among the three slope positions, the biomass was highest in valley and lowest on foot slopes. Among the three slope gradients, steep slopes had the highest biomass, while gentle slopes had the lowest. Shaded slopes had the lowest biomass compared to other slope aspects. (4) Considering the realistic situation of human disturbance and forest grazing, steep slope areas in valleys had the highest probability of high understory biomass. This study can provide important references for accurately estimating the carrying capacity of understory for preys populations of tiger and leopard in Northeast Tiger and Leopard National Park, thereby offering a scientific basis for the conservation and management of endangered tigers and leopards.

Key words: topography, understory, forage resource, biomass, logistic regression

在东北虎豹国家公园及邻近地区，大中型有蹄类动物如梅花鹿（*Cervus nippon*）、狍（*Capreolus pygargus*）和野猪（*Sus scrofa*）等是东北虎（*Panthera tigris altaica*）和东北豹（*P. pardus orientalis*）的主要猎物（Kerley et al., 2015; Yang et al., 2018; 王天明等, 2020），这些有蹄类动物主要以林下灌草层植物为食（Massei et al., 1996; Baskin & Danell, 2003; Gordon & Prins, 2008; Barančeková et al., 2010; 王乐等, 2019a），因此林下灌草层植物的生物量是影响生态系统食草动物承载力的关键因素之一（Whittaker & Likens, 1973; Gilliam & Roberts, 2003）。早春时节，由于林冠树叶稀疏，林下光照充裕，灌草层植物在较强的光照条件下迅速生长，但随着乔木冠层逐渐郁闭，林下光照逐渐减少（王淼等, 2006），特别是林冠郁闭后，灌草层生物量的生长开始减缓（Jolly et al., 2004），此时地形因素对林下灌草层生产力的相对重要性明显上升（Gracia et al., 2007）。

复杂的地形产生了各种各样的微环境，影响着局地微气候和土壤，从而对局部生境中的光、温、水、肥等植物生长关键因素产生较大影响（龚艳宾, 2016; 申文辉等, 2017; 李芹等, 2019; 孙莉英等, 2020; 李娟和龚纯伟, 2021）。地形因子如海拔、坡位、坡度、坡向，通过调节光照、温度、水分及土壤中养分等生态因子影响植物的生长（秦随涛等, 2019; 李俊清, 2010），形成了灌草层植物资源的空间异质分布格局（龚艳宾, 2016）。在东北虎豹国家公园的邻近地区，地形对森林生物量的影响研究较少。在长白山金沟岭林场，不同海拔与坡度森林地上生物量差异显著，而不同坡向差异不大（姜慧泉, 2011）。海拔、坡度与坡向对大兴安岭森林生物量空间异质性影响显著（黎如, 2010）。坡位、坡向是影响小兴安岭乔、灌层生物量的重要地形因子，生物量随坡位上升呈先增加后减少的趋势；坡向则随阴坡、半阴坡、半阳坡、阳坡、平地有递减趋势（王晓莉, 2013）。黑龙江帽儿山的森林生物量与海拔和坡度呈显著的相关性，与坡向则无显著相关性（王维芳等, 2010）。上述研究结果说明海拔、坡位、坡向与坡度等地形因子对局地森林生物量影响非常复杂。虽然，局部生境的异质

性导致的森林生物量不同的研究已有许多（Gordon & Prins, 2008），但是其对林下灌草层生物量影响的研究国内外相关报道较少（de Castilho et al., 2006; Nie et al., 2019）。而探讨地形对林下灌草层生物量的影响，是掌握灌草层生物量分异规律的基础，也是研究生态系统食草动物承载力的重要基础。

本研究以中国东北虎豹国家公园为研究区域，针对园区内大中型有蹄类动物的主要食物来源——密林下灌草层，采用嵌套方差分析与有序多分类逻辑斯蒂回归的方法，通过海拔、坡位、坡向坡度对研究区密林下灌草层生物量进行分析与计算，拟探讨以下问题：（1）地形因子对密林下灌草层植物生物量分异规律的影响；（2）预测高产灌草生物量区域的地形条件。旨在掌握灌草层植物生物量在不同地形下的分异规律，并创新性的使用地形对高产灌草生物量区域进行预测。研究结果可为国家公园中有蹄类动物的承载力准确估算提供一手数据，进而为公园内虎豹种群的管理与保护提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国虎豹国家公园（42°30′—44°10′ N、129°10′—131°20′ E）的东部，是东北虎、东北豹在中国的主要分布区和优先保护区（Hebblewhite et al., 2014; Wang et al., 2016; Feng et al., 2017）。研究区属半湿润大陆性季风气候，1 月份均温 -15 ℃，7 月份均温 20 ℃，年降水（30 年记录）365.0 ~ 842.9 mm，雨热同季，冬季积雪较深。研究区地貌为山地丘陵，海拔 2 ~ 1 486 m，主要河流有珲春河、图们江、嘎呀河及绥芬河。山岳丘陵多形成各种地形，沿珲春河谷地，地势平坦，海拔低，山势也缓和，陡峭险峻地势少，而入深山区，海拔渐高，山势亦渐相对高耸陡峭。该区地带性土壤为暗棕壤，地带性植被为阔叶红松（*Pinus koraiensis*）林，由于人们的经济活动和森林采伐，现已多被阔叶混交林、蒙古栎（*Quercus mongolica*）林及山杨（*Populus davidiana*）林等不同演替阶段的次生森林所取代（周以良和李景文, 1964; 吴征镒, 1980）。林下灌木层植物主要以杜鹃属（*Rhododendron*）、山梅花属（*Philadelphus*）、溲疏属（*Deutzia*）、五味子属（*Schisandra*）、悬钩子属（*Rubus*）、榛属（*Corylus*）和忍冬属（*Lonicera*）为主，草本植物为薹草属（*Carex*）、臭草属（*Melica*）、委陵菜属（*Potentilla*）、唐松草属（*Thalictrum*）、落新妇属（*Astilbe*）、堇菜属（*Viola*）、茜草属（*Rubia*）、蚊子草属（*Filipendula*）、香茶菜属（*Isodon*）、蟹甲草属（*Parasenecio*）、野豌豆属（*Vicia*）、蒿属（*Artemisia*）和蕨属（*Pteridium*）等植物（Wang et al., 2023）。区内分布有东北虎、东北豹、梅花鹿、狍和野猪等动物（肖文宏等, 2014; Zhang et al., 2014; Wang et al., 2016）。有蹄类主要取食的植物有青楷槭（*Acer tegmentosum*）、臭冷杉（*Abies nephrolepis*）、紫椴（*Tilia amurensis*）、白桦（*Betula platyphylla*）、五角槭（*Acer pictum* subsp. *mono*）、毛榛（*Corylus mandshurica*）、珍珠梅（*Sorbaria sorbifolia*）、粗茎鳞毛蕨（*Dryopteris crassirhizoma*）、薹草（*Carex* spp.）等植物（王祥生, 2019）。

1.2 数据采集

于 2015—2016 年植物生长旺季（6—8 月）随机选择了 140 个样地进行野外植被调查。在每个样地中心，向北、东、西、南四个方向各拉 50 m 长样线。每条样线上选取四个随机点，每一个样点随机选取 1 个 1 m×1 m 样方，对样方内的草本植物（不包括苔藓）的地上部分及高度 2.2 m 以下的乔木及灌木当年生嫩枝叶的生物量进行收获并装入纸袋，风干后快递寄回实验室。

在每一个样地内，使用 GPS（GARMIN, rino 530HCx, 美国）记录样地中心点的海拔，然后用罗盘测量并记录每条样线所在位置的坡向（0 ~ 360°），按阴坡（坡向 0 ~ 135°及 315 ~ 360°）、阳坡（135 ~ 315°）（张建亮等, 2016）和平地三类进行记录。每个样地以 500 m 为界分为高海拔、低海拔两类。每条样线上的四个样方，以上坡位、中坡位（分析时归入上坡位）、下坡位及谷底记录其坡位，并按平坡（坡度≤5°）、缓坡（5°<坡度≤25°）、陡坡（坡度>25°）三类测量并记录样方的坡度。由于悬崖等危险地形造成样线和样方的缺失，共调查样线 496 条、样方 1 948 个，在样方中用冠层分析仪（WinScanopy）测量林冠层郁闭度，生境开阔区域（郁闭度低于 0.7）如林窗、林缘及河边旁样方（263 个）增加了光照或水分

的影响，不在本研究的考虑范围内，最终确定郁闭度在 0.7 ~ 0.9 间的 1 685 个密林下植物样方作为本次研究的对象，其归属于 138 个样地（王乐等, 2019a）。

1.3 数据分析

1.3.1 嵌套方差分析

虽然林下 1 685 个样方基本独立，并且其环境信息基本准确到样方水平，但考虑到样方的环境因子多嵌套在 138 个样地之上，为了防止可能出现的空间自相关导致的自由度过高，以海拔、坡位、坡向及坡度 4 个分类变量为自变量，将样地作为嵌套因子（方差分析主要侧重于地形因素的影响），分别以林下灌草层所有植物资源的总生物量为因变量，使用线性混合模型对其进行嵌套多因素单变量方差（univariate）分析，并采用 Tukey 检验对方差分析结果进行后检验。在数据分析之前，首先对不同调查时间（年份、月份）之间林下灌草层所有植物总生物量进行方差分析，结果现实其不存在显著差异，可进行下一步分析。上述所有统计计算过程采用 R 语言（Ver. 4.2.2）中的 multcomp、lattice、lme4 和 lsmeans 程序包进行（R Core Team, 2021）。

1.3.2 有序逻辑斯蒂回归计算过程

由于一些变量分类多于二类，采用有序逻辑斯蒂回归对不同地形类组合的灌草生物量进行概率预测。有序多分类回归模型依次将响应变量按不同的取值水平分割成三个等级，对这三个等级建立的反应变量为三分类的逻辑斯蒂回归模型（张文彤, 2002）。公式如下（公式 1 ~ 7）：

优势比 $odds = P/(1-P)$; （1）

两边取对数 $ln_{(odds)} = ln[P/(1-P)]$; （2）

有序逻辑斯蒂回归的连接函数(Cornell University Statistical Consulting Unit, 2011)

$logit(P_1) = \alpha_1 - (\beta_1 x_1 + \ldots + \beta_n x_n) = ln[P_1/(1-P_1)]$; （3）

则 $logit(P_1+P_2) = \alpha_2 - (\beta_1 x_1 + \ldots + \beta_n x_n) = ln[(P_1+P_2)/(1-P_1-P_2)] = ln[(P_1+P_2)/P_3]$; （4）

故 $P_1 = e^{logit(P1)}/(1+e^{logit(P1)}) = exp[\alpha_1 - (\beta_1 x_1 + \ldots + \beta_n x_n)]/[1+ exp(\alpha_1 - (\beta_1 x_1 + \ldots + \beta_n x_n))]$; （5）

$P_2 = (P_1+P_2) - P_1 = exp[\alpha_2 - (\beta_1 x_1 + \ldots + \beta_n x_n)]/[1+ exp(\alpha_2 - (\beta_1 x_1 + \ldots + \beta_n x_n))] - exp[\alpha_1 - (\beta_1 x_1 + \ldots + \beta_n x_n)]/[1+ exp(\alpha_1 - (\beta_1 x_1 + \ldots + \beta_n x_n))]$; （6）

$P_3 = 1 - (P_1+P_2) = 1 - exp[\alpha_2 - (\beta_1 x_1 + \ldots + \beta_n x_n)]/[1+ exp(\alpha_2 - (\beta_1 x_1 + \ldots + \beta_n x_n))]$ （7）

式中：P 表示事件发生的概率（P 的取值范围为 0 ~ 1，P_1、P_2、P_3 分别表示三分类反应变量发生的概率），x 表示自变量（$x_1 \cdots x_n$ 分别表示 $1 \cdots n$ 个自变量），α表示常数，β表示自变量的系数。

1.3.3 有序逻辑斯蒂回归分析

为了对研究区林下灌草层植物生物量进行预测，我选择方差分析中使用的自变量，进行变量组合。由于现实中有些组合不存在，有些组合可能理论上存在，但在研究区内不存在，或样本量极低，如平地缓坡、平地陡坡等, 沟谷的陡坡理论、现实上均可存在，但数据中仅有 1 个样方，所以我在计算时将坡向与坡度合并为阴坡缓坡、阳坡缓坡、阴坡陡坡、阳坡陡坡、平坡 5 类，将沟谷陡坡（阴阳坡）与沟谷平坡并入一类。以上分类变量，在进行逻辑斯蒂回归之前，转换成数字哑变量（表 1）。

表 1 与海拔、坡位、坡向坡度分类变量对应的哑变量一览

Table 1 A list of dummy variables corresponding to the classification variables of altitude, slope position, slope aspect and slope

因子 Factor	分别对应哑变量 Corresponding dummy variable	
海拔 Altitude	低海拔=1 Low altitude=1	高海拔=2 High altitude=2

坡位	坡下=1	坡上=2	沟谷=3		
Slope position	Footslope=1	Upper slope=2	Valley=3		
坡向坡度	阴坡缓坡=1	阳坡缓坡=2	阴坡陡坡=3	平坡=4	阳坡陡坡=5
Slope aspect & slope	Shady & gentle slope=1	Sunny & gentle slope=2	Shady & steep slope=3	Flat slope=4	Sunny & steep slope=5

将密林下灌草生物量分为高、中、低三个等级，分别是低：≤20 g·m^{-2}、中：20～40 g·m^{-2}、高：> 40 g·m^{-2}。使用有序多分类逻辑斯蒂回归，以海拔、坡位、坡向坡度这三个分类自变量对研究区林下灌草层生物量（分三级）进行概率计算。计算使用 IBM SPSS Statistics.20 软件（v20.0, SPSS Company, Chicago, USA）进行。

2 结果与分析

2.1 不同地形密林下灌草层植物群落物种组成

根据调查，灌草层片除了 44 种常见针、阔叶树种的幼树幼苗外，还包括 23 种灌木、7 种木质藤本、3 种禾草、5 种莎草、83 种杂类草及 7 种蕨类植物，共 172 种分属于 58 科 121 属。灌木主要以蔷薇科（Rosaceae）及忍冬科（Caprifoliaceae）最多，草本植物以百合科（Liliaceae）、唇形科（Lamiaceae）、豆科（Fabaceae）、堇菜科（Violaceae）、菊科（Asteraceae）、毛茛科（Ranunculaceae）、伞形科（Apiaceae）、莎草科（Cyperaceae）植物为多（表 2）。

表 2 研究区密林下灌草层植物科属组成

Table 2 Family and genus composition of closed forest understory in the study area

类别 Class		科 Family	属 Genus	种 Species
蕨类植物 Fern		6	6	7
裸子植物 Gymnosperm		1	2	3
被子植物 Angiosperm	双子叶植物 Dicotyledon	45	101	144
	单子叶植物 Monocotyledon	6	12	18
合计 Total		58	121	172

山坡上部高于海拔 500 m 的高海拔地区林型主要为以红松及云冷杉为主的针阔混交林和以白桦、山杨、紫椴及蒙古栎混交的落叶阔叶混交林，林下灌木主要为榛（*Corylus heterophylla*）、华北绣线菊（*Spiraea fritschiana*）、刺五加（*Eleutherococcus senticosus*）等，盖度多在 10%~ 20 %之间，草本以朝鲜唐松草（*Thalictrum ichangense* var. *coreanum*）、广布野豌豆（*Vicia cracca*）、兴安独活（*Heracleum dissectum*）等为主，盖度多在 30%～45 %。山坡上部低于海拔 500 m 的低海拔地区主要为纯蒙古栎林或以蒙古栎、五角槭、花曲柳（*Fraxinus chinensis* subsp. *rhynchophylla*）、辽椴（*Tilia mandshurica*）等为主的混交林，灌木以大字杜鹃（*Rhododendron schlippenbachii*）、兴安杜鹃（*Rhododendron dauricum*）、薄叶山梅花（*Philadelphus tenuifolius*）、东北溲疏（*Deutzia parviflora* var. *amurensis*）、胡枝子（*Lespedeza bicolor*）为主，盖度多在 20%～30 %之间；林下草本层以山罗花（*Melampyrum roseum*）、欧铃兰（*Convallaria majalis*）、落新妇（*Astilbe chinensis*）、耳叶蟹甲草（*Parasenecio auriculatus*）、山尖子（*Parasenecio hastatus*）、山茄子（*Brachybotrys paridiformis*）、单穗升麻（*Actaea simplex*）以及大披针薹草（*Carex lanceolata*）、羊须草（*Carex callitrichos*）等草本植物，草本植物盖度多在 20%～30 %之间。

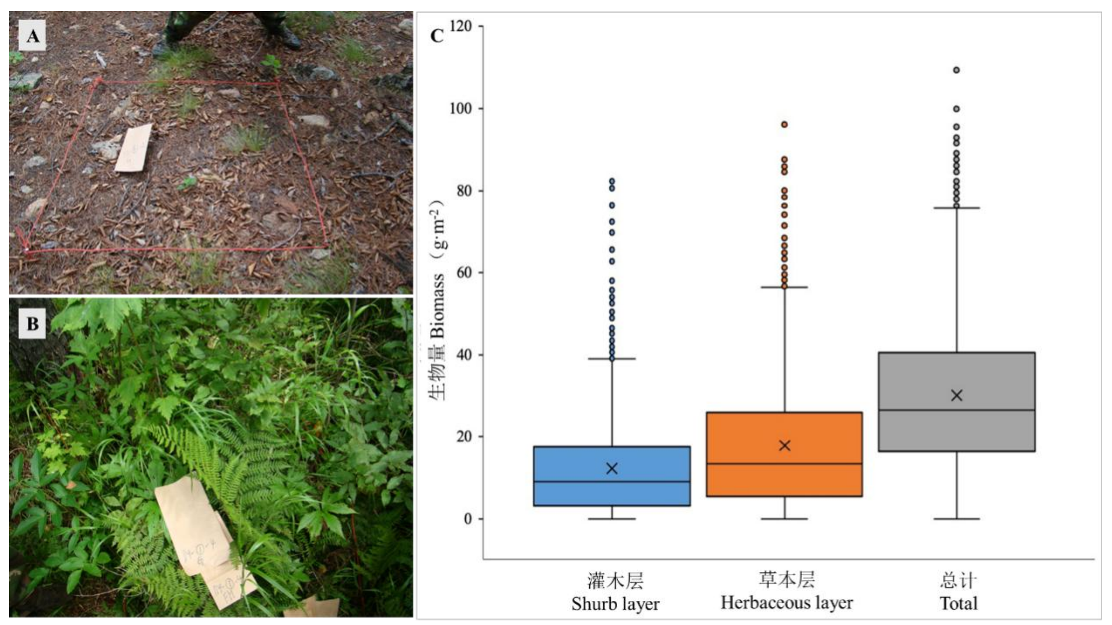
山坡下部及谷底在海拔高于 500 m 的区域其林型以针阔混交林为主，在低于 500 m 的区域以杂木林为主，主要树种有黄花落叶松（*Larix olgensis*）、臭冷杉、辽东桤木（*Alnus hirsuta*）、水曲柳（*Fraxinus mandshurica*）、榆树（*Ulmus pumila*）、青楷槭、紫花槭（*Acer pseudosieboldianum*）等，灌木主要以鸡树条（*Viburnum opulus* subsp. *calvescens*）、珍珠梅、

辽东丁香（*Syringa villosa* subsp. *wolfii*）为主，盖度多在 30%～40 %之间，林下草本多为败酱（*Patrinia scabiosifolia*）、水金凤（*Impatiens noli-tangere*）、展枝沙参（*Adenophora divaricata*）、蹄叶橐吾（*Ligularia fischeri*）、驴蹄草（*Caltha palustris*）、毛茛（*Ranunculus japonicus*）、乌头（*Aconitum carmichaelii*）、蚊子草（*Filipendula palmata*）、狭叶荨麻（*Urtica angustifolia*）、荷青花（*Hylomecon japonica*）、拂子茅（*Calamagrostis epigeios*）、扁杆薹草（*Carex planiculmis*）、宽叶薹草（*Carex siderosticta*）、蕨属植物，草本植物盖度多在 30%～45 %之间。

2.2 地形对密林下灌草层植物生物量的影响

2.2.1 密林下灌草层植物生物量本底情况

密林下 1 685 个样方数据结果显示，其灌木层生物量（12.26±0.30） $g·m^{-2}$（mean±SE），第一四分位数 (Q1)为 3.25 $g·m^{-2}$，中位数(Q2)为 9.11 $g·m^{-2}$，第三四分位数 (Q3)为 17.51 $g·m^{-2}$；草本层生物量 17.84±0.39 $g·m^{-2}$（mean±SE），Q1 为 5.44 $g·m^{-2}$， Q2 为 13.46 $g·m^{-2}$，Q3 为 25.87 $g·m^{-2}$；灌草层地上总生物量 30.15±0.44 $g·m^{-2}$（mean±SE），Q1 为 16.50 $g·m^{-2}$，Q2 为 26.45 $g·m^{-2}$，Q3 为 40.40 $g·m^{-2}$（图 1）。



A. 低生物量样方；**B**. 高生物量样方；**C**. 灌木层、草本层与总生物量箱型图。
A. Plant quadrat with low biomass; **B**. Plant quadrat with high biomass; **C**. Box-plot of understory biomass in shrub layer, herbaceous layer and in total.

图 1 密林下灌草层植物生物量本底情况
Fig. 1 Background information of understory biomass in closed forest

2.2.2 地形对密林下灌草层植物总生物量的影响

使用混合线性模型嵌套多因素方差分析结果（表 3）显示：坡位、坡向、坡度对密林下灌草层生物量均影响显著（P <0.01），海拔无显著影响（P >0.05）。坡位与坡向交互作用显著（表 3），其它交互作用均不显著。随后的 Tukey 多元比较结果表示：整体而言，1）三个坡位等级间差异显著，灌草层生物量由高到低依次为谷底、上坡位及下坡位（图 2：A）；2）阴坡灌草层生物量显著低于阳坡及平地，后二者间无显著差异（图 2：A）；3）三个坡度间差异显著，灌草层生物量由高到低依次为陡坡、平坡及缓坡（图 2：A）；4） 坡位与坡向的交互作用（图 2：B）显示，下坡位/平地、上坡位/平地、上坡位/阳坡与谷底的所有坡位灌草生物量显著最高，之间无显著差异，下坡位/阴坡、下坡位/阳坡及上坡位/阴坡显著最低，之间无显著差异。

表 3 海拔、坡位、坡向及坡度对密林下灌草层植物生物量的嵌套方差分析（线性混合

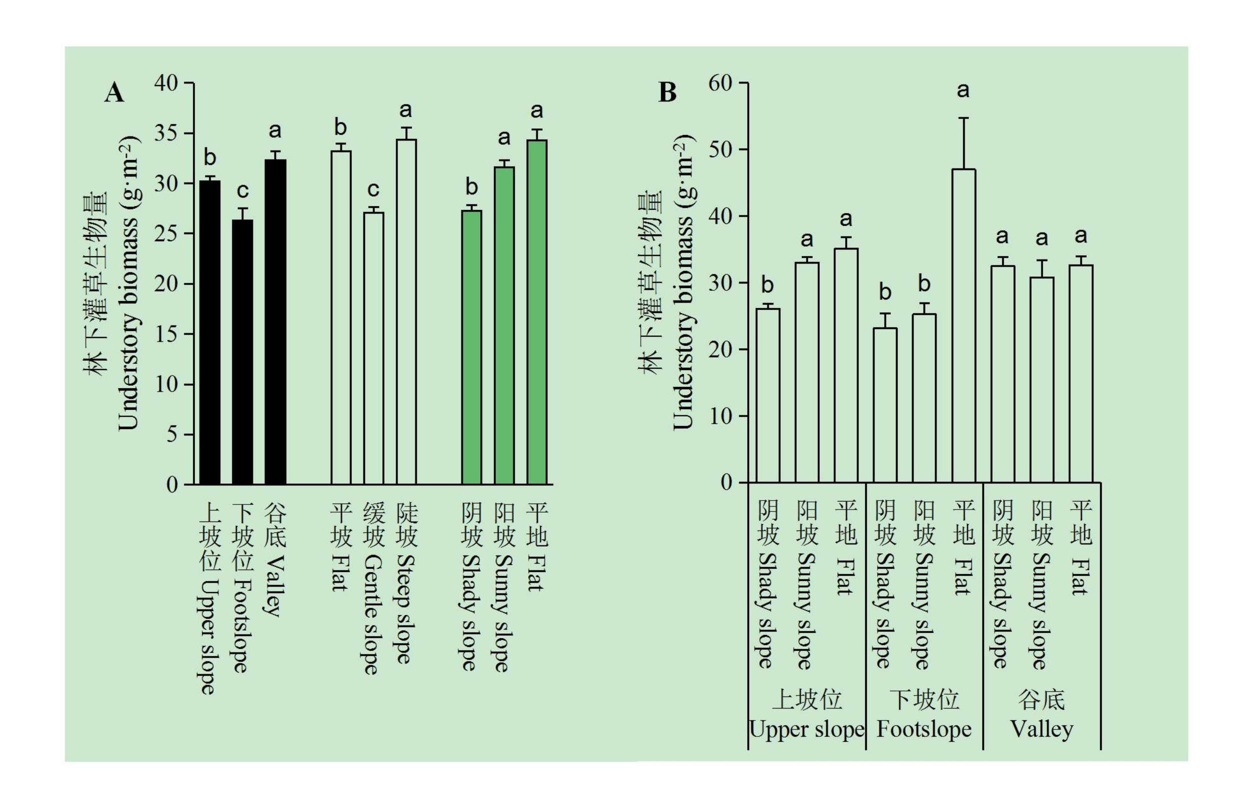
模型）结果（样地位置作为嵌套因子）

Table 3 Nested analysis of variance (linear mixed model) results of altitude, slope position, slope aspect and slope on understory biomass in closed forest (plot location as nesting factor)

因子 Factor	分子自由度 Molecular *df*	分母自由度 Denominator *df*	F 检验 F test	显著性 Significance
截距 Intercept	1	1 530	5 147.62	<0.01**
海拔 Altitude	1	137	3.54	0.06
坡位 Slope position	2	1 530	8.67	<0.01**
坡向 Slope aspect	2	1 530	14.38	<0.01**
坡度 Slope	2	1 530	14.99	<0.01**
坡位×坡向 Slope position×aspect	4	1 530	4.25	<0.01**

注：*表示显著差异（$P<0.05$）表示显著；**表示（$P<0.01$）极显著差异。下同。

Note: * indicates significant differences ($P < 0.05$) ; ** indicates significantly differences ($P < 0.01$) . The same below.



A. 不同坡位、坡向及坡度密林下灌草生物量比较；**B**. 不同坡位三个坡向密林下灌草生物量比较；柱状图表示密林下灌草层生物量均值±标准误。

A. Comparison of understory biomass in closed forest under different slope position, slope aspect and slope; **B**. Comparison of closed forest understory biomass in three slope aspect at different slope positions; The histogram shows the mean ± SE of understory biomass.

图 2 密林下灌草层植物生物量多元比较（Tukey’s Test）结果

Fig. 2 Multivariate comparison of understory biomass in closed forest (Tukey's Test)

2.2.3 逻辑斯蒂回归计算不同地形组合的林下灌草总生物量概率

逻辑斯蒂回归结果显示，模型拟合良好，通过平行线检验（P =0.72）。海拔、坡位、坡向坡度三个分类变量所对应的概率 P 值均小于显著水平（P <0.05），进入回归方程（表 4）。

由发生比归纳可见，低海拔密林下灌草层生物量是高海拔的 0.76 倍；坡下是沟谷的 0.47 倍，坡上是沟谷的 0.69 倍；以阳坡陡坡为准，阴坡缓坡的灌草层生物量是阳坡陡坡的 0.35 倍，阳坡缓坡为阳坡陡坡的 0.49 倍，阴坡陡坡为阳坡陡坡的 0.66 倍，平坡为阳坡陡坡的 0.63 倍（表 4）。

表 4 林下灌草层生物量的有序逻辑斯蒂回归模型评价因子回归系数一览

Table 4 Regression coefficients of evaluation factors of ordered logistic regression model of understory biomass

因子 Factor		偏回归系数 Partial regression coefficient	发生比 Odds	显著性 Significance
常量 Constant	低 Low	-1.82		<0.01**
	中 Medium	-0.03		0.90
海拔 Altitude	低海拔 Low altitude	-0.27	0.76	<0.01**
	高海拔 High altitude	0[a]		
坡位 Slope position	坡下 Footslope	-0.77	0.47	<0.01**
	坡上 Upper slope	-0.38	0.69	<0.01**
	沟谷 Valley	0[a]		
坡向坡度 Slope aspect & slope	阴坡缓坡 Shady & gentle slope	-1.06	0.35	<0.01**
	阳坡缓坡 Sunny & gentle slope	-0.72	0.49	<0.01**
	阴坡陡坡 Shady & steep slope	-0.42	0.66	<0.01**
	平坡 Flat	-0.46	0.63	<0.01**
	阳坡陡坡 Sunny & steep slope	0[a]		

注：“a” 表示参数冗余，设置为“0”作为对照。林下灌草生物量分三个等级：低≤ 20 g·m^{-2}、中 20～40 g·m^{-2}、高> 40 g·m^{-2}。

Note: “a” indicates parameter redundancy and is set to “0” as a control. Understory biomass was divided into three levels: low ≤ 20 g·m^{-2}, medium 20 - 40 g·m^{-2}, high > 40 g·m^{-2}.

依据该有序逻辑斯蒂回归的结果，得到连接函数 $Link_1$（公式 8）和 $Link_2$（公式 9）如下：

$$Link_1 = -1.82 - (\alpha\text{海拔} + \beta\text{坡位} + \gamma\text{坡向坡度}) \quad (8)$$

$$Link_2 = -0.03 - (\alpha\text{海拔} + \beta\text{坡位} + \gamma\text{坡向坡度}) \quad (9)$$

式中：α、β、γ 分别为自变量海拔、坡位与坡向坡度的系数。

海拔、坡位及坡向坡度三类分类变量在公式 8～9 取值规则如下：1）海拔是二分类变量，α取值-0.27，高海拔取值 0，低海拔取值 1；2）坡位是三分类，按表 5 系数列按坡位（1=坡下，2=坡上，3=沟谷）选择相对应β系数乘 1 进入公式；3）坡向坡度是五分类，按表 5 系数列按坡向坡度（1=阴坡缓坡；2=阳坡缓坡；3=阴坡陡坡；4=平坡；5=阳坡陡坡）选择相对应γ系数乘 1 进入公式。每个因素水平中有 1 个分类是参数对照（其系数为 0）（张文彤，

2002）。连接函数计算完毕，代入预测公式进行下一步计算。

表 5 林下灌草生物量的逻辑斯蒂回归海拔、坡位、坡向坡度系数表

Table 5 Logistic regression coefficients of altitude, slope position, slope aspect and slope of understory biomass

因素水平 Factor level	系数 Coefficient		
	a （海拔 Altitude）	β（坡位 Slope position）	γ（坡向坡度 Slope aspect & slope）
1	-0.27	-0.77	-1.06
2	0	-0.38	-0.72
3	/	0	-0.42
4	/	/	-0.46
5	/	/	0

则有林下灌草层低、中、高生物量预测公式如下：

$P_{(低灌草生物量)}=1/\ (1+exp\ (-Link_1))$ （公式 10）

$P_{(中灌草生物量)}=1/\ (1+exp\ (-Link_2))-P_{(低灌草生物量)}$ （公式 11）

$P_{(高灌草生物量)}=1-P_{(低灌草生物量)}-P_{(中灌草生物量)}$ （公式 12）

根据逻辑斯蒂回归预测公式（公式 10～12），计算各自变量组合下林下灌草层低、中、高生物量的概率（表 6）。结果发现，低海拔的坡下区域低生物量概率普遍较大（表 6）。大部分的组合中生物量概率较高（表 6）。高生物量概率最高仅出现在高海拔坡上区域的阳坡陡坡（表 6）。

表 6 不同海拔、坡位及坡向坡度密林下灌草层生物量概率计算结果

Table 6 Probability calculation results of closed forest understory biomass at different altitudes, slope position, slope aspect and slope

自变量 Independent variables			逻辑斯蒂回归计算结果 Results of logistic regression		
海拔 Altitude	坡位 Slope position	坡向坡度 Slope aspect & slope	低生物量概率 Low biomass probability	中生物量概率 Medium biomass probability	高生物量概率 High biomass probability
1	1	1	**0.57**	0.32	0.11
1	1	2	**0.48**	0.37	0.15
1	1	3	**0.41**	0.40	0.19
1	1	4	**0.42**	0.39	0.19
1	1	5	0.31	**0.42**	0.27
1	2	1	**0.47**	0.37	0.16
1	2	2	0.39	**0.40**	0.21
1	2	3	0.32	**0.42**	0.26
1	2	4	0.33	**0.42**	0.25
1	2	5	0.24	**0.41**	0.35
1	3	1	0.38	**0.41**	0.21
1	3	2	0.30	**0.42**	0.28

1	3	4	0.25	**0.42**	0.33
2	1	1	**0.50**	0.36	0.14
2	1	2	**0.42**	0.40	0.19
2	1	3	0.35	**0.42**	0.24
2	1	4	0.36	**0.41**	0.23
2	1	5	0.26	**0.42**	0.32
2	2	1	**0.41**	0.40	0.20
2	2	2	0.33	**0.42**	0.26
2	2	3	0.26	**0.42**	0.32
2	2	4	0.27	**0.42**	0.31
2	2	5	0.19	0.40	**0.41**
2	3	1	0.32	**0.42**	0.26
2	3	2	0.25	**0.42**	0.33
2	3	4	0.20	**0.40**	0.39

注：海拔：低海拔=1，高海拔=2；坡位：坡下=1，坡上=2，沟谷=3；坡向坡度：阴坡缓坡=1，阳坡缓坡=2，阴坡陡坡=3，平坡=4，阳坡陡坡=5；加粗数字为该地形组合下的最大概率。

Note: Altitude: low altitude =1, high altitude =2; Slope position: footslope =1, upper slope =2, valley =3; Slope aspect & slope: shady & gentle slope =1, sunny & gentle slope =2, shady & steep slope =3, flat =4, sunny & steep slope =5. Bold number is the maximum probability under this terrain combination.

3 讨论

3.1 地形对密林下灌草层植物生物量的影响

研究区密林下灌草层地上总生物量约为 0.30 t • hm^{-2}，与 Liu 等（2019）在河南省鸡公山的研究结果一致（其林下总生物量变化范围为 0.08 ~ 0.69 t • hm^{-2}，平均为 0.30 t • hm^{-2}）。研究区密林下草本层生物量为 0.18 t • hm^{-2}，低于同纬度地带 40 ~ 60° N 森林平均地上部分草本生物量的 0.49 t • hm^{-2}，以及北纬 30 ~ 40°地带的 0.42 t • hm^{-2}（DeAngelis et al., 1981; Gilliam, 2003）。这可能是由于不同区域群落物种组成不同导致，另外林下植被生物量在大尺度上受到纬度、年均温和年降水的显著影响（Jin et al., 2022）。

本研究区尺度较小，灌草层生物量空间分异显著，海拔、坡位、坡向与坡度均显示出较强的影响（张婷等, 2023）。高海拔处灌草层生物量高于低海拔处（约 10%），通过野外走访与调查分析认为可能是由于低海拔区域人为干扰（如放牛、人参种植、林蛙养殖、山货采集等）相对较高导致，但在不同海拔数据存在较高的组内变异（变异系数 CV=60%），其统计结果并不显著。细尺度上变化较大的坡位、坡度和坡向对灌草层生物量均存在显著影响。坡位和坡度影响局域土壤的厚度，随之土壤物化性质和水肥条件也受到一系列影响（Power et al., 1981; Woods & Schuman, 1988; Pachepsky et al., 2001; 柴勇等, 2017）。一般而言，灌草生产力在谷底（多为塌积或冲积土壤）较高，而陡坡高于缓坡虽不符合预期但值得讨论。首先，灌草层植物在坡度较大的林地比相同条件的缓坡、平地得到更多来自坡向方向的侧光光照（陡坡效应），会导致陡坡灌草生产力较高，同时陡坡土层较薄导致乔木密度较低、树木个体矮小等客观现象（野外调查数据），会更加加剧陡坡效应，Mou 与 Warrillow（2000）在研究冰雨对坡地森林影响时也对此有所认识。其次，陡坡条件下地势积累的枯落物相对较少，这也是其灌草层生物量较高的一个可能原因（徐来仙等, 2022）。平地灌草层生物量高于坡地应归因于较好的土壤因素（Marques et al., 2004），而阴、阳坡间的差异则可能既有光、温差异的影响，也有水分条件的限制（如阳坡较干旱）。在温带湿润地区，阳坡光照、温度条件均好于阴坡，水分条件则不如，水热条件间的相互作用影响树木生长，也影响林下植物的生长（李俊清, 2010）。阳坡灌草层生物量显著高于阴坡，也可说明此处光照对于灌草层的重要性较高，尤其是在研究区里存在着大面积的中幼龄次生阔叶林，由于林分密度大、

郁闭度高，平地、缓坡林下遮阴更甚。在长白山地区，红松针阔混交林生态系统乔、灌、草全年平均光合速率分别占到整个森林生态系统光合作用的 89.9 %、3.4 %、6.7 %（王淼等, 2006），可见灌草层的限制因素更多是光照，这可以间接地用来解释本研究结果。

微地形对灌草生物量的影响普遍存在（Gilliam & Roberts, 2003），坡位和坡向对灌草生物量显著的交互作用表明地形作用的复杂性。谷底平地与不同坡向灌草生物量均无显著差异，是由于在该地形下阴坡、阳坡、平坡基本都处在浓密密林冠之下，其林下光照条件并无明显差异。此外，该区域土壤一般深厚，相对凹陷的局域地貌使这里水分条件良好，湿润环境指示物种——水金凤是这里的常见物种（Hiratsuka & Inoue, 2013），并不局限于任一坡向。在上坡位，灌草生物量变化随坡向变化一致，光照与水分对林下灌草生物量的相对重要性表现一致，但显然前者作用应该更大一些。下坡位平地灌草生物量高于下坡位阴阳坡，也高于其它所有坡位坡向组合，对此本研究尚无法给出令人信服的解释，这一问题亟待未来进一步的深入研究。

3.2 有序逻辑斯蒂回归分析讨论

鉴于研究区密林下灌草层生长、分布的复杂性，利用地形因素作为综合影响因子计算林下灌草层生物量的概率是一种比较可行的方法。通过对 1 685 个样方调查数据的逻辑斯蒂回归结果，可以对研究区灌草层现状归纳出下列趋势和特点：（1）沟谷各地形组合高灌草生物量的概率高；（2）坡下各地形组合低灌草生物量概率高；（3）阳坡陡坡高灌草生物量概率高；（4）以上趋势在高低海拔间差异较小。

部分结果与预期有些差异，例如环境条件较差的陡坡地段有相对高的高生物量概率（赵磊磊等, 2012）。实际上高海拔坡上，其阴坡陡坡和阳坡陡坡高灌草生物量都有最高的概率，而一般环境较好的低海拔坡下，却是低灌草生物量概率高的地方。如果不考虑干扰因素，较好光照的陡坡效应是一个合理解释，而且阴坡陡坡和阳坡陡坡在高低海拔、不同坡位上较为一致的差异也对光照说形成了一定的支持。然而整个陡坡的放牧强度相对较低，人为干扰相对较少也是事实，尤其在高海拔区域（Feng et al., 2021）。因此，如何具体量化这些影响还有待进一步的控制实验研究。

坡下土壤深厚，水肥条件较好，应该有较高的生产力和生物量（Liu et al., 2018），然而事实与模型预测结果均与此相悖。坡下好的水肥温度条件对乔木生长的促进应该更大，但客观现实是其乔木平均胸径相对最低（王乐等, 2019b）。此地形区域距离村镇道路近，容易进入，并且立地条件好，是森林放牧的首选之地。而事实也的确如此，这里是家畜（牛）活动强度较高的地区（王乐等, 2019a）。同时，这里的其它人类活动密度也远较高海拔、深山区高。以未排除干扰影响的现实调查数据计算的概率，对灌草生产力及质量高低进行判断存在缺陷。准确的灌草层生产力估计应该来自连续多年的围栏调查实验，也是下一步研究的重要方向之一。

一般来说，坡下土壤深厚、水肥条件较好（Chamran et al., 2002），植物的生产力和生物量均较高，然而事实与模型预测结果均与此相悖。坡下好的水肥温度条件对乔木生长的促进应该更大，但实地调查显示其乔木平均胸径相对较低（王乐等, 2019b）。此地形区域距离村镇道路近，并且立地条件好，家畜（牛）活动强度较高，人类活动密度也远较高海拔、深山区的高（Feng et al., 2021）。因此，在未排除干扰影响的调查数据基础上计算的概率，对灌草生产力及质量高低进行判断存在不足。未来将设置围栏调查实验，进而对灌草层生产力进行更为准确的计算。

4 结论

地形因素（坡位、坡向及坡度）对密林下灌草生物量有显著影响，灌草层生物量在不同地形组合下有差异显著。沟谷的灌草生物量大于坡上，坡上大于坡下（P <0.01）；阴坡灌草层生物量显著低于阳坡及平地（P <0.01），后二者间无显著差异；不同坡度，陡坡灌草层生物量高于平坡，平坡高于缓坡（P <0.01）。坡位与坡向的交互作用显著，坡下平地、坡上平地、坡上阳坡与沟谷的所有坡位灌草生物量显著最高，坡下阴坡、坡下阳坡及坡上阴坡之间无显著差异均显著最低。坡位、坡向及坡度对林下灌草生物量有显著影响，三个坡位等级间谷底最高而下坡位最低，三个坡度等级间陡坡最高而缓坡最低，不同坡向比较阴坡最低。

在研究区现行状态，灌草层生物量高低在不同海拔、坡位及坡向坡度组合有不同的几率。在不排除人为干扰、森林放牧的情况下，沟谷、陡坡地带灌草层生物量高产概率最高。

致谢 野外调查工作得到了国家林业和草原局（国家公园管理局）、吉林省林业厅、珲春国家级自然保护区管理局、珲春市林业局、汪清国家级自然保护区管理局和汪清林业局、中国人民解放军某边防部队大力支持。同时感谢东北虎豹国家公园保护生态学国家林草局重点实验室虎豹团队所有成员，以及张全国老师在使用 R 语言进行嵌套方差分析上的指导和帮助。

参考文献：

BARANČEKOVÁ M, KROJEROVÁ-PROKEŠOVÁ J, ŠUSTR P, et al., 2010. Annual changes in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) diet in the Bohemian Forest, Czech Republic/Germany [J]. Eur J Wildlife Res, 56: 327-333.

BASKIN L, DANELL K, 2003. Ecology of ungulates: A handbook of species in Eastern Europe and Northern and Central Asia [M]. Heidelberg: Springer-Verlag: 15-122.

CHAI Y, MENG GT, HE LP, et al., 2017. Distribution pattens of tree species and its influencing factors of topography in a mid-montane humid ever-green broad-leaved forest in Gaoligong Mountains [J]. Guihaia, 37(12): 1508-1520. [柴勇，孟广涛，和丽萍，等, 2017. 高黎贡山中山湿性常绿阔叶林树种的分布格局及其地形影响因子 [J]. 广西植物, 37(12): 1508-1520.]

CHAMRAN F, GESSLER PE, CHADWICK OA, 2002. Spatially explicit treatment of soil‐water dynamics along a semiarid catena [J]. Soil Science Society of America Journal, 66(5): 1571-1583.

DE CASTILHO CV, MAGNUSSON WE, DE ARAÚJO RNO, et al., 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography [J]. Forest Ecol Manag, 234(1-3): 85-96.

DE ANGELIS DL, GARDNER RH, SHUGSRT HH, 1981. Productivity of Forest Ecosystems Studied During the IBP: the Woodlands Data Set. Dynamics of Forest Ecosystems [M]. Cambridge: Cambridge University Press: 567-672.

FENG LM, SHEVTSOVA E, VITKALOVA A, et al., 2017. Collaboration brings hope for the last Amur leopards [J]. Cat News, 65: 20.

FENG RN, LV XY, XIAO WH, et al., 2021. Effects of free-ranging livestock on sympatric herbivores at fine spatiotemporal scales [J]. Landscape Ecology, 36: 1441-1457.

GILLIAM FS. AND ROBERTS MR, 2003. The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America [M]. New York: Oxford University Press: 24-26.

GONG YB, 2016. Understory species diversity and biomass of natural broad-leaved Korean pine forest [D]. Beijing: Beijing Forestry University. [龚艳宾, 2016. 天然阔叶红松林下植被物种多样性及生物量研究 [D]. 北京：北京林业大学.]

GORDON IJ, PRINS HHT, 2008. The Ecology of Browsing and Grazing [M]. Heidelberg: Springer-Verlag: 126-177.

GRACIA M, MONTANÉ F, PIQUÉ J, et al., 2007. Overstory structure and topographic gradients determining diversity and abundance of understory shrub species in temperate forests in central Pyrenees (NE Spain) [J]. Forest Ecol Manag, 242(2-3): 391-397.

HEBBLEWHITE M, MIQUELLE DG, ROBINSON H, et al., 2014. Including biotic interactions with ungulate prey and humans improves habitat conservation modeling for endangered Amur tigers in the Russian Far East [J]. Biol Conserv, 178: 50-64.

HIRATSUKA A, INOUE O, 2013. Dispersability of dimorphic seeds in Impatiens noli-tangere and I. textori (Balsaminaceae) [J]. Ecol Rev, 21(3): 157-161.

JIANG HQ, 2011. Spatial-temporal analysis and prediction of forest above-ground biomass in Jingouling forest farm [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [姜慧泉, 2011. 金沟岭林场森林地上生物量时空动态分析与预测 [D]. 北京：中国林业科学研究院.]

JIN Y, LIU C, QIAN S S, et al., 2022. Large-scale patterns of understory biomass and its allocation across China's forests[J]. Science of the Total Environment, 804: 150169.

JOLLY WM, NEMANI R, RUNNING SW, 2004. Enhancement of understory productivity by asynchronous phenology with overstory competitors in a temperate deciduous forest [J]. Tree Physiol, 24(9): 1069-1071.

KERLEY LL, MUKHACHEVA AS, MATYUKHINA DS, et al., 2015. A comparison of food habits and prey preference of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) at three sites in the Russian Far East [J]. Integr Zool, 10(4): 354-364.

LI J, GONG CW, 2021. Effects of terrain factors on vegetation cover change on national park of Qilian Mountains [J]. Bull Soil Water Conserv, 41(3): 228-237. [李娟, 龚纯伟, 2021. 祁连山国家公园植被覆盖变化地形分异效应 [J]. 水土保持通报, 41(3): 228-237.]

LI JQ, 2010. Forest ecology [M]. 2nd Edition. Beijing: Higher Education Press: 16-96. [李俊清, 2010. 森林生态学 [M]. 第 2 版. 北京: 高等教育出版社: 16-96.]

LI Q, RONG L, WANG M, 2019. Effects of topography on diversity and distribution pattern of plant species in karst mountains area [J]. Bull Soil Water Conserv, 39(6): 27-34. [李芹, 容丽, 王敏, 2019. 地形对喀斯特山地植物物种多样性及分布格局的影响 [J]. 水土保持通报, 39(6): 27-34.]

LI R, 2010. Biomass estimates and its spatial pattern of a primary temperate forest in Xiaoxing'an Mountains, northeast China [D]. Harbin: Northeast Forestry University. [黎如, 2010. 小兴安岭原始阔叶红松林生物量及其空间分布格局 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学.]

LIU HT, YAO L, LIN CW, et al., 2018. 18-year grass hedge effect on soil water loss and soil productivity on sloping cropland [J]. Soil and Tillage Research, 177: 12-18.

LIU Y, SHANG Q, WANG L, et al., 2019. Effects of Understory Shrub Biomass on Variation of Soil Respiration in a Temperate-Subtropical Transitional Oak Forest [J]. Forests, 10(2): 88.

MARQUES JJ, SCHULZE DG, CURI N, et al., 2004. Major element geochemistry and geomorphic relationships in Brazilian Cerrado soils [J]. Geoderma, 119(3-4): 179-195.

MASSEI G, GENOV PV, STAINES BW, 1996. Diet, food availability and reproduction of wild boar in a Mediterranean coastal area [J]. Acta Theriol, 41(3): 307-320.

MOU P, WARRILLOW MP, 2000. Ice storm damage to a mixed hardwood forest and its impacts on forest regeneration in the ridge and valley region of southwestern Virginia [J]. J Torrey Bot Soc, 127(1): 66-82.

Nie X, Guo W, Huang B, et al., 2019. Effects of soil properties, topography and landform on the understory biomass of a pine forest in a subtropical hilly region [J]. Catena, 176: 104-111.

PACHEPSKY YA, TIMLIN DJ, RAWLS WJ, 2001. Soil Water Retention as Related to Topographic Variables [J]. Soil Sci Soc Am J, 65(6): 1787-1795.

POWER JF, SANDOVAL FM, RIES RE, et al., 1981. Effects of topsoil and subsoil thickness on soil water content and crop production on a disturbed soil [J]. Soil Sci Soc Am J, 45(1): 124-129.

QIN ST, LONG CL, WU BL, 2019. Niche characteristics of dominant tree populations in karst forest at different topography sites in Maolan National Natural Reserve of Guizhou Province [J].Guihaia, 39(5): 681-689. [秦随涛, 龙翠玲, 吴邦利, 2019. 茂兰喀斯特森林不同地形部位优势乔木种群的生态位研究 [J]. 广西植物, 39(5): 681-689.]

R CORE TEAM, 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria [EB/OL]. https://www.R-project.org/.

SHEN WH, OU ZY, PANG SL, et al., 2017. Relationship between the spatial distributions of dominant arbor species and environmental factors of Excentrodendron hsienmu community in Southwest Guangxi, China [J]. Guihaia, 37(6): 694-701. [申文辉, 欧芷阳, 庞世龙, 等, 2017. 桂西南蚬木群落优势树种分布与环境因子的关系 [J]. 广西植物, 2017, 37(6): 694-701.]

SUN L Y, LI QY, PEI L, et al., 2020. Effects of topographic factors on soil physical and chemical properties and plant species [J]. J Irrig Drain, 39(7): 120-127. [孙莉英, 栗清亚, 裴亮, 等, 2020. 地形因子对土壤理化性质和植物种类的影响 [J]. 灌溉排水学报, 39(7): 120-127.]

TATENO R, HISHI T, TAKEDA H, 2004. Above-and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen [J]. Forest Ecology and Management, 193(3): 297-306.

WANG L, FENG JW, AMARSAIKHAN T, et al., 2019b. Forest cattle grazing affects understory food resource of ungulates in the eastern part of the Northeast Tiger and Leopard National Park [J]. Acta Theriol Sin, 39(4): 386-396. [王乐，冯佳伟, AMARSAIKHAN T，等, 2019b. 森林放牧对东北虎豹国家公园东部有蹄类动物灌草层食物资源的影响 [J]. 兽类学报, 39(4): 386-396.]

WANG L, FENG JW, MOU P, et al., 2023. Relative abundance of Roe deer (*Capreolus pygargus*) related to overstory structure and understory food resources in Northeast China [J]. Glob Ecol Conser, 46: e02542.

WANG L, YANG LM, SAI JM, et al., 2019a. The quantity and quality of understory forages of the ungulates' habitat in the eastern part of Northeast Tiger and Leopard National Park [J]. Acta Theriol Sin, 39(4): 373-385. [王乐，杨丽萌，赛九玛，等, 2019a. 东北虎豹国家公园东部有蹄类栖息地的灌草层食物资源的量与质 [J]. 兽类学报, 39(4): 373-385.]

WANG M, GUAN DX, WANG YS, et al., 2006. Estimation of ecosystem productivity of red pine needle broad-leaved mixed forest in Changbai Mountain [J]. Sci Chin Ser D-Earth Sci, 36(S1): 70-82. [王淼，关德新，王跃思，等, 2006. 长白山红松针阔叶混交林生态系统生产力的估算[J]. 中国科学. D 辑:地球科学, 36(S1): 70-82.]

WANG TM, FENG LM, MOU P, et al., 2016. Amur tigers and leopards returning to China: direct evidence and a landscape conservation plan [J]. Landscape Ecol, 31: 491-503.

WANG TM, FENG LM, YANG HT, et al., 2020. An introduction to Long-term Tiger-Leopard Observation Network based on camera traps in Northeast China [J]. Biodivers Sci, 28(9): 1059-1066. [王天明，冯利民，杨海涛，等, 2020. 东北虎豹生物多样性红外相机监测平台概述 [J]. 生物多样性, 28(9): 1059-1066.]

WANG WF, SONG LN, SUI X, 2010. Estimation of forest biomass and its temporal and spatial distribution patterns in Maoershan Forest Farm, Heilongjiang Province [J]. J NE For Univ, 38(1): 47-49. [王维芳，宋丽楠，隋欣, 2010. 帽儿山林场森林生物量估测及时空动态格局分析 [J]. 东北林业大学学报, 38(1): 47-49.]

WANG XL, 2013. Biomass allocation and spatial pattern of major forest ecosystems in Great Xing'an Mountains, Heilongjiang Province [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences. [王晓莉, 2013. 黑龙江省大兴安岭主要森林生态系统生物量分配及空间格局研究 [D]. 北京：中国科学院大学.]

WANG XS, 2019. Comparison of nutritional strategies between Siberian Roe Deer and Sika Deer during winter in the north of Changbai Mountains, China [D]. Harbin: Northeast Forestry University. [王祥生, 2019. 长白山北部山地东北梅花鹿与同域分布西伯利亚狍冬季营养对策比较研究 [D]. 哈尔滨：东北林业大学.]

WHITTAKER RH, LIKENS GE, 1973. Primary production: The biosphere and man [J]. Hum Ecol, 1: 357-369.

WOODS LE, SCHUMAN GE, 1988. Cultivation and slope position effects on soil organic matter [J]. Soil Sci Soc Am J, 52(5): 1371-1376.

XIAO WH, FENG LM, ZHAO XD, et al., 2014. Distribution and abundance of Amur tiger, Amur leopard and their ungulate prey in Hunchun National Nature Reserve, Jilin [J]. Biodivers Sci, 22(6): 717-724. [肖文宏，冯利民，赵小丹，等, 2014. 吉林珲春自然保护区东北虎和东北豹及其有蹄类猎物的多度与分布 [J]. 生物多样性, 22(6): 717-724.]

XU LX, YAO L, AI XR, et al., 2022. Effects of vegetation and litter on natural seedling germination of *Metasequoia glyptostroboides* [J]. J For Environ, 42(5): 456-464. [徐来仙，姚

兰，艾训儒，等, 2022. 植被和凋落物对水杉天然幼苗萌发的影响 [J]. 森林与环境学报, 42(5): 456-464.]

YANG HT, DOU HL, BANIYA RK, et al., 2018. Seasonal food habits and prey selection of Amur tigers and Amur leopards in Northeast China [J]. Sci Rep-UK, 8: 6930.

ZHANG JL, LIU FZ, CUI GF, 2016. Spatio-temporal variation of vegetation and analysis of its driving factors in Changbai Mountain National Nature Reserve [J]. Acta Ecol Sin, 36(12): 3525-3536. [张建亮，刘方正，崔国发, 2016. 长白山国家级自然保护区植被时空变化及其驱动因子 [J]. 生态学报, 36(12): 3525-3536.]

ZHANG L, CHENG YC, FENG LM, et al., 2014. Abundance and occupancy of Leopard and their prey in Wangqing Leopard Reserve, China [C]. 99th ESA Annual Convention.

ZHANG T, ZHANG JL, YANG T, et al., 2023. Influence of topographic factors on plant diversity and spatial distribution of karst around FAST [J]. Guihaia, 42(3): 473-483. [张 婷，张建利，杨涛，等, 2023. 地形因子对 FAST 周边喀斯特植物多样性及空间分布的影响 [J]. 广西植物, 42(3): 473-483.]

ZHANG WT, 2002. SPSS11.0 Statistical analysis tutorial: Advanced article [M]. Beijing: Beijing Hope Electronic Press: 189-193. [张文彤, 2002. SPSS11.0 统计分析教程：高级篇 [M]. 北京：北京希望电子出版社: 189-193.]

ZHAO LL, ZHU QK, NIE LH, et al., 2012. Soil moisture variation patterns of steep slope in the loess region in northern Shaanxi province [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2012, 21(2): 253-259. [赵磊磊，朱清科，聂立水，等. 陕北黄土区陡坡土壤水分变异规律研究 [J]. 生态环境学报, 2012, 21(2): 253-259.]

ZHOU YL, LI JW, 1964. Characteristics and distribution of main vegetation types in eastern mountains of Northeast China [J]. Chin J Plant Ecol, 2(2): 190-206. [周以良，李景文, 1964. 中国东北东部山地主要植被类型的特征及其分布规律 [J]. 植物生态学报, 2(2): 190-206.]